

О ПОЛИВАЛЕНТНЫХ ХОЗЯЕВАХ ГЕЛЬМИНТОВ

Димо Кирилов Божков

Зоологический институт Болгарской академии наук, София

Автор предлагает вид животного, являющегося хозяином различной категории для определенного вида гельминта, назвать поливалентным хозяином данного вида гельминта, а само явление — поливалентной восприимчивостью (гостеприимством) по отношению к данному виду гельминта.

На основании анализа разных случаев поливалентной восприимчивости по отношению гельминтов автор приходит к следующим выводам: поливалентными хозяевами чаще всего бывают позвоночные, а беспозвоночные значительно реже. Поливалентные хозяева встречаются у трематод, цестод, нематод и скребней; некоторые поливалентные хозяева бывают только облигатными, другие же могут быть как облигатными, так и факультативными хозяевами определенного вида гельминта. Биологическое значение поливалентной восприимчивости заключается в определенной тенденции вторичного упрощения цикла развития данного гельминта путем сокращения числа хозяев.

Как известно, гельминты имеют различные категории хозяев (промежуточные, окончательные, резервуарные и др.), биологическое значение которых определяется прежде всего тем обстоятельством — обязательны ли они или нет для осуществления полного цикла развития данного вида паразитического червя. Исходя из этого, некоторые авторы, например Оденинг (Odening, 1968), подразделяют всех хозяев гельминтов прежде всего на 2 основные категории — облигатных и факультативных.

Известно также, что данный вид животного является чаще всего хозяином только одной категории определенного вида гельминта. Например, для печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*) промежуточным хозяином в Европе является чаще всего малый прудовик (*Limnaea truncatula*), а одним из самых обычных окончательных хозяев — овца.

Однако в литературе имеются данные и о том, что иногда данный вид животного, и в известных случаях даже одна и та же особь может быть хозяином различных категорий определенного вида гельминта. Типично в этом отношении большое число млекопитающих, являющихся одновременно окончательными и промежуточными хозяевами трихины (*Trichinella spiralis*). Примеров подобного рода «гостеприимства» — восприимчивости — в литературе имеется не мало.

Факт, что данный вид, или даже особь животного, может быть хозяином различных категорий для определенного вида гельминта, сам по себе очень интересен. Хотя в настоящее время уже известно не мало таких случаев, это явление до сих пор не подвергалось более обстоятельному рассмотрению. Между тем анализ случаев подобного «гостеприимства» — восприимчивости — приводит к некоторым интересным с теоретической точки зрения выводам.

Мы считаем, что прежде всего было бы уместно этому явлению, а также и соответствующим хозяевам, дать определенное название. Это внесет большую точность, а также представит известные удобства при их упоминании и систематизации. Исходя из сущности явления, мы предлагаем для него термин **п о л и в а л е н т н а я в о с п р и и м ч и в о с т ь** (гостеприим-

ство) по отношению к данному виду гельминта, а соответствующим хозяевам дать общее название — поливалентные хозяева данного вида гельминта.

В результате анализа циклов развития разных паразитических червей, имеющих поливалентных хозяев, выяснилось, что такими хозяевами чаще всего бывают позвоночные, а беспозвоночные хотя и бывают, но значительно реже. Примером того, что поливалентным хозяином может быть беспозвоночное служит цикл развития сосальщика *Opisthioglyphe ranae*. Этот сосальщик во взрослом состоянии паразитирует чаще всего в тонких кишках бесхвостых амфибий. В результате экспериментальных исследований Добровольского (1965) выяснилось, что первым промежуточным хозяином этого сосальщика могут быть разные виды водных брюхоногих моллюсков, чаще всего болотный прудовик (*Limnaea stagnalis*). Вторым промежуточным хозяином могут быть личинки амфибий и некоторые водные брюхоногие моллюски, среди которых тот же болотный прудовик. В указанном примере прудовик болотный может быть как первым, так и вторым промежуточным хозяином сосальщика *O. ranae*, т. е. является облигатным хозяином двух разных категорий, или, как еще можно было бы выразиться, двухвалентным облигатным хозяином указанного сосальщика.

Однако позвоночные животные чаще могут быть поливалентными хозяевами для разных видов гельминтов. В доступной нам литературе мы нашли данные о том, что таковыми могут быть некоторые рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие.

Например, некоторые рыбы могут быть поливалентными хозяевами скребня *Leptorhynchoides thecatus*. По данным Де Джюсти (De Giusti, 1949, цитируется по Odening, 1968a), иногда в одном и том же экземпляре рыбы инвазионные личинки этого гельминта встречаются в полости тела рыбы, а половозрелые формы — в кишечнике. В данном случае одна и та же особь рыбы оказывается как дефинитивным, так и резервуарным хозяином скребня, т. е. двухвалентным хозяином и притом одновалентным облигатным и одновалентным факультативным.

Земноводные, чаще всего лягушки, также бывают поливалентными хозяевами разных видов гельминтов. Так, озерная лягушка (*Rana ridibunda*) может быть как дополнительным, так и резервуарным хозяином сосальщиков *Strigea strigis* и *S. sphaerula* (Дубинина, 1950; Судариков, 1959, 1962) и *Codonocephalus urnigerus* (Божков, 1967), так как по крайней мере часть их метацеркарий могут переходить при каннибализме из тела зараженной и проглоченной лягушки в тело заглотившей ее лягушки того же вида. Для упомянутых сосальщиков озерная лягушка становится двухвалентным хозяином: одновалентным облигатным и одновалентным факультативным.

Исследования судьбы некоторых половозрелых форм гельминтов при каннибализме у озерной лягушки показывают, что она может быть не только окончательным, но и повторным окончательным хозяином сосальщика *Opisthodiscus nigrivasis* и нематоды *Cosmocerca ornata*, так как эти гельминты во взрослом состоянии переходят иногда из тела лягушки-жертвы в тело заглотившей ее лягушки (Божков, 1967, 1969a). В этих случаях озерная лягушка для сосальщика *O. nigrivasis* и нематоды *C. ornata* является двухвалентным хозяином — одновалентным облигатным и одновалентным факультативным.

У некоторых лягушек установлены и более сложные случаи поливалентной восприимчивости (гостеприимства) к определенным видам гельминтов. Например, из исследований Оденинга (1967) становится ясным, что остромордая лягушка (*Rana arvalis*) для сосальщика *Strigea falconispalumbi* и *S. sphaerula* может быть вторым промежуточным или мезоцеркарным, третьим промежуточным или метацеркарным, а кроме того, и резервуарным (парарезервуарным) хозяином для мезоцеркарий этих двух видов сосальщиков. В таком случае остромордая лягушка яв-

ляется уже трехвалентным хозяином — двухвалентным облигатным и одновалентным факультативным хозяином указанных гельминтов.

Поливалентными хозяевами могут быть и пресмыкающиеся, например некоторые змеи. Так, по Дубининой (1953) в дельте Волги ужи *Natrix natrix* и *N. tessellata* могут быть как вторыми промежуточными (дополнительными), так и резервуарными хозяевами плероцеркоидов цестоды *Diphyllbothrium erinacei-europaei*. В этом случае соответствующий вид ужа становится двухвалентным хозяином — одновалентным облигатным и одновалентным факультативным.

Поливалентная восприимчивость (гостеприимство) наблюдается иногда и у птиц, например у пеликанов. Эти птицы обыкновенно являются дефинитивными хозяевами нематоды *Contracaecum spiculigerum*. Однако иногда взрослые и молодые особи этого червя попадают вместе с отрыгнутой пищей из желудка пеликана-родителя в желудок их птенцов, где и продолжают свое существование (Дубинин, 1949). Из этого следует, что пеликаны могут быть не только окончательными, но в некоторых случаях и повторными окончательными хозяевами *C. spiculigerum* (Божков, 1969а), т. е. двухвалентными хозяевами и одновалентными облигатными и одновалентными факультативными хозяевами этой нематоды.

Примеров поливалентных хозяев — млекопитающих — в литературе имеется сравнительно много. Указанный выше пример с трихиной — один из типичных. Однако необходимо отметить еще, что в известных случаях некоторые хозяева трихины могут быть не только окончательными и промежуточными, но и повторными окончательными хозяевами (Божков, 1969а), т. е. трехвалентными хозяевами, двухвалентными облигатными и одновалентными факультативными.

Характерным примером поливалентной восприимчивости (гостеприимства) млекопитающего по отношению к определенному виду гельминта является и нормальный цикл развития сосальщика *Alaria alata*. Дополнительными (метацеркарными) и окончательными хозяевами этого вида может быть ряд млекопитающих (собака, волк, лисица, енотовидная собака и др.), так как проникшая в их тело мезоцеркария развивается в их легких сначала до стадии метацеркарии и уже после этого проникает в кишечник, где и достигает половозрелого состояния (Савинов, 1964). В указанных случаях эти животные являются двухвалентными облигатными хозяевами *A. alata*. Савинов (1964) указывает на интересный факт, что енотовидная собака может быть в некоторых случаях, кроме метацеркарного и окончательного, еще и резервуарным мезоцеркарным хозяином. Из этого следует, что енотовидная собака может быть не только двухвалентным облигатным, но еще и одновалентным факультативным хозяином *A. alata*, т. е. трехвалентным хозяином.

Указанные выше примеры поливалентной восприимчивости в отношении разных видов гельминтов достаточны для выявления характерных особенностей рассматриваемого явления. Из этих примеров становится ясным, что поливалентные хозяева встречаются у представителей всех групп гельминтов: трематод, цестод, нематод и скребней.

Иногда поливалентные хозяева являются только облигатными хозяевами определенного вида гельминта, в других случаях они бывают облигатными и факультативными хозяевами соответствующего вида паразитического червя. В литературе встречаются случаи двухвалентной и трехвалентной восприимчивости по отношению к определенному виду гельминта, но не исключена возможность существования в природе и более сложных взаимоотношений между некоторыми поливалентными хозяевами и отдельными их паразитическими червями, например четырехвалентное гостеприимство (Божков, 1969б).

В известных случаях поливалентные хозяева являются обязательным условием осуществления цикла развития определенного вида гельминта, например у трихины и *Alaria alata*.

Различные циклы развития гельминтов и случаи поливалентной восприимчивости (гостеприимства) могут быть распределены в ряд, из ко-

торого видно, каким образом нарастает значение поливалентной восприимчивости для соответствующих паразитических червей.

1. Циклы развития, протекающие без наличия поливалентных хозяев (например, цикл развития печеночной двуустки).

2. Циклы развития, при которых данный вид животного является одновалентным облигатным и одновалентным факультативным хозяином определенного паразитического червя (например, озерная лягушка для сосальщика *Codonocephalus urnigerus*).

3. Циклы развития, при которых данный вид животного является двухвалентным облигатным хозяином определенного паразитического червя (например, болотный прудовик для сосальщика *Opisthioglyphes ranae*).

4. Циклы развития, при которых данный вид животного является двухвалентным облигатным и одновалентным факультативным хозяином определенного вида паразитического червя (например, остромордая лягушка для сосальщиков *Strigea falconispalumbi* и *S. sphaerula*).

5. Циклы развития, при которых одна часть цикла протекает в теле только одной особи животного — поливалентный хозяин (например, цикл развития *Alaria alata*).

6. Циклы развития, протекающие в теле только одной особи животного — поливалентный хозяин (например, цикл развития трихины).

Из сказанного следует, что поливалентная восприимчивость (гостеприимство) животных-хозяев по отношению к определенным видам гельминтов — сравнительно распространенное явление, которое по своей степени развития и биологическому значению не всегда одинаково (что отчетливо видно из приведенного выше ряда циклов развития некоторых гельминтов). Биологическое значение поливалентной восприимчивости по отношению к определенному виду гельминта можно свести во многих случаях к тенденции вторичного упрощения цикла развития соответствующего вида паразитического червя, за счет сокращения числа животных-хозяев.

Это упрощение достигает крайней степени, когда уже весь цикл развития протекает в теле только одной особи — поливалентном хозяине (например, случай с трихиной).

Биологическая польза подобного осуществления цикла развития для гельминта очевидна. Доказательством этого может служить живорождение и сравнительно небольшое число личинок, отрождаемых самкой трихины — около 1 500 штук (Павловский, 1946), тогда как одна половозрелая печеночная двуустка выделяет только в течение двух недель около 2 миллионов яиц (Weiland & v. Brand, 1926, цитируется по: Piekarski, 1954).

Имеются все основания предполагать, что поливалентная восприимчивость по отношению к определенному виду гельминта возникла постепенно в процессе эволюции взаимоотношений между хозяином и соответствующим видом гельминта и что эта восприимчивость была, наверное, в той или иной степени предметом естественного отбора.

Исследование этого интересного и сложного явления с различных точек зрения может привести к ряду важных в теоретическом отношении выводов.

Л и т е р а т у р а

- Б о ж к о в Д. 1967. Экспериментальные исследования о судьбе некоторых гельминтов при каннибализме у *Rana ridibunda* Pall. Изв. на Зоол. инст. с музей при БАН, 25 : 79—85.
- Б о ж к о в Д. 1969а. Постциклический паразитизм и постциклические хозяева у гельминтов. Изв. на Зоол. инст. с музей при БАН, 29.
- Б о ж к о в Д. 1969б. О значении каннибализма и межвидового поедания у *Anura* с гельминтологической точки зрения. Изв. на Зоол. инст. с музей при БАН, 39.
- Д о б р о в о л ь с к и й А. А. 1965. Некоторые новые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphes ranae* Fröhlich, 1791 (Plagiorchiidae), *Helminthologia*, 6 (1) : 205—221.
- Д у б и н и н В. Б. 1949. Экспериментальные исследования над циклами развития

- некоторых паразитических червей животных дельты Волги. Паразитол. сб., Зоол. инст. АН СССР, 11 : 126—160.
- Д у б и н и н а М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, 12 : 300—350.
- Д у б и н и н а М. Н. 1953. Динамика паразитофауны ушей приморской части дельты Волги. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 13 : 171—189.
- П а в л о в с к и й Е. Н. 1946. Руководство по паразитологии человека. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—521.
- С а в и н о в В. А. 1964. Общие закономерности онтогенеза гельминтов и классификация хозяино-паразитных отношений. Уч. зап. Калининск. гос. пед. инст., 31 : 181—282.
- С у д а р и к о в В. Е. 1959. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть первая. В кн.: Трематоды животных и человека под ред. акад. К. И. Скрябина, 16 : 219—631.
- С у д а р и к о в В. Е. 1962. Фауна мезоцеркариев и метацеркариев трематод отряда Strigeidida (La Rue, 1926) амфибий и рептилий дельты Волги. Тр. Астраханск. запов., 6 : 181—196.
- O d e n i n g K. 1967. Lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrank) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin. Zool. Jb. Abt. Syst., 94 (1) : 1—67.
- O d e n i n g K. 1968a. Der para-paratenische Parasitismus und seine epidemiologische Bedeutung. Ber. dtsh. Akad. Wiss. Berlin, 10 (3).
- O d e n i n g K. 1968b. Obligate und additionalen Wirte der Helminthen, Angew. Parasitol., 9 (4).
- P i e k a r s k i G. 1954. Lehrbuch der Parasitologie, Springer Verlag. Berlin—Göttingen—Heidelberg : 1—760.

ON POLYVALENT HOSTS OF HELMINTHS

D. K. Bozkov

S U M M A R Y

The author suggests to call a species of an animal, which can be a host of different categories for a definite species of helminth, a polyvalent host of a given species of helminth. The phenomenon itself is suggested to be called a polyvalent susceptibility to a given species of helminth.

Due to analysis of various cases of polyvalent susceptibility to helminths the author has come to the following conclusion: polyvalent hosts are normally vertebrate animals whereas invertebrates can serve as hosts more seldom. Polyvalent hosts are encountered in trematodes, cestodes, nematodes and acanthocephals. Some polyvalent hosts can be only obligate, some others — both obligate and facultative ones of a definite species of helminth. Biological significance of polyvalent susceptibility involves a tendency to a secondary simplification of the life cycle of a given helminth due to a decrease in the number of hosts.